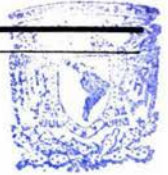


303422



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

INVERSION DE MACHOS Y HEMBRAS EN EL
CUIDADO PARENTAL DEL MOSQUERO
CARDENALITO *Pyrocephalus rubinus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A
M A R I A N A D I A Z R I O S

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ROXANA TORRES A.

2002



FACULTAD DE CIENCIAS

UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Inversión de machos y hembras en el cuidado parental del mosquero
cardenalito (Pyrocephalus rubinus)"

realizado por Mariana Díaz Ríos

con número de cuenta 9231676-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

L. Roxana Torres Avilés

Propietario

Dr. Constantino Macías García

Constantino Macías García

Propietario

Dr. Jose Luis Osorno Cepeda

José Luis Osorno Cepeda

Suplente

Dra. Margarita Martínez Gómez

Margarita Martínez Gómez

Suplente

Dra. Blanca E. Hernández Baños

Blanca E. Hernández Baños

Consejo Departamental de **BIOLOGIA**
FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

[Firma manuscrita]

Dra. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

... a mí mamá y a mí papá

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Fisiológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, a la Dra. Margarita Martínez y a todo el personal por las facilidades otorgadas durante mi trabajo de campo.

Este proyecto fue financiado por DGAPA-UNAM (IN-225799), recibí una beca de servicio social y durante la elaboración de la tesis tuve beca de licenciatura otorgada por PROBETEL.

A la Facultad de Ciencias, y al Laboratorio de Conducta Animal en el Instituto de Ecología de la UNAM. A todos en el laboratorio, y en especial a los lunáticos.

A todos los que me apoyaron haciendo observaciones y capturando cardenalitos en el campo, gracias a Laura y Angélica, y a los Alejandros.

A Miguel Serrano y al laboratorio del Dr. Jeff Graves en St. Andrews por el análisis molecular de las muestras.

De manera muy especial le agradezco a Roxana por guiarme en todo este proceso de aprendizaje, por su apoyo y por todos sus buenos consejos.

A Constantino, por su colaboración en este proyecto, por las asesorías y sobretodo por su amistad.

A mis sinodales José Luis, Margarita y Blanca les agradezco la revisión y los comentarios a este trabajo.

A mis amigos, de la facultad y de la vida, en especial a Luis, Nacho, Benjamín, Isabel, Karla y Amanda, gracias por todos esos buenos momentos que hemos pasado juntos. Y a Karla también por los dibujos, aunque no le gusten los pájaros.

A mi familia, mis tíos y primos, y con mucho cariño a mi tía Marce por su apoyo de siempre.

Con todo mi cariño a mi mamá y a mi papá (y no hace falta decir porque), y a daisy donde quiera que ahora se encuentre.

... muchas gracias, Mariana.

El mosquero cardenalito
Pyrocephalus rubinus



© 2000 Marilyn M. LaManfro

Macho y hembra alimentando crías

INDICE

Resumen	2
Introducción	3
- conflicto entre sexos y cuidado parental		
- diferencias entre machos y hembras en el cuidado parental		
- Inversión parental y atractivo de la pareja		
- dimorfismo sexual y cuidado parental		
- el mosquero cardenalito		
Objetivo, Hipótesis y Predicciones	12
Métodos	14
- registros de conducta		
- análisis de datos		
Resultados	22
Discusión	35
Conclusiones	44
Bibliografía	45

RESUMEN

Durante la reproducción, el conflicto entre sexos determina la inversión de cada uno de los padres en la crianza. En especies con sistema de apareamiento monógamo, típicamente ambos padres cuidan la nidada, pero el grado y la participación relativa de machos y hembras varía entre especies y poblaciones. Por otro lado, en especies con dimorfismo sexual es común que el cuidado parental esté sesgado hacia las hembras. El mosquero cardenalito *Pyrocephalus rubinus* es un ave monógama sexualmente dimórfica con cuidado biparental. Los machos son de coloración vistosa e invierten en despliegues de cortejo elaborados. El objetivo de este estudio es evaluar en *P. rubinus* si existe variación en la inversión en el cuidado parental dependiendo de la condición de los padres y de las conductas de cortejo de los machos; así mismo, evaluar la inversión parental relativa de machos y hembras. El trabajo de campo se realizó en Tlaxcala, de marzo a agosto del 2000. Machos y hembras fueron capturados, marcados con anillos de metal numerados y anillos de plástico de colores, pesados y medidos (longitud de tarso) y fueron seguidos desde el establecimiento de los territorios hasta el emplumado de las crías. Se realizaron registros focales diarios de 51 min. en los que se anotaron frecuencias y duración de conductas de cortejo y cuidado parental. De las parejas se registró la fecha de puesta y eclosión de los huevos, y el éxito de la nidada. Se encontró que el peso de los machos está relacionado con la frecuencia de alimentaciones a crías, pero no con el éxito reproductivo. En el caso de las hembras no se encontró una relación positiva entre su peso y las conductas de cuidado parental, debido a posibles variaciones en el peso de las hembras a lo largo de la temporada. Las conductas de cortejo de los machos no estuvieron relacionadas con su desempeño en la crianza (alimentación a crías, éxito reproductivo), pero se relacionaron con la conducta de la hembra en el cuidado parental (incubación); de igual modo, el peso de los machos se relacionó con la frecuencia de alimentaciones de hembras a crías. Las hembras parecen invertir más en crías de machos de mayor peso. La inversión parental de machos y hembras en *P. rubinus* es diferente: los machos invierten en defensa de territorios y nidos, alimentan a las hembras y a las crías; mientras que las hembras invierten en construcción de nido, incubación y alimentación a crías. No se encontraron diferencias en la frecuencia de alimentaciones de hembras y machos a crías en el nido, pero las hembras alimentaron más que los machos a crías emplumadas.

INTRODUCCIÓN

Conflicto entre sexos y cuidado parental

En cada evento reproductivo, tanto machos como hembras intentan maximizar su adecuación, aunque las estrategias que utilizan unos y otras para conseguirlo no son siempre las mismas. Un individuo puede aumentar su éxito reproductivo incluso a expensas de su pareja (Trivers 1972). El conflicto entre sexos durante el apareamiento surge debido a las diferencias gaméticas entre machos y hembras (anisogamia). Los óvulos son grandes y se producen en pocas cantidades, al contrario de los espermatozoides que son pequeños y muy numerosos (Westneat y Sargent 1996), y en cada fertilización las hembras invierten más que los machos. Estas asimetrías se reflejan en tasas potenciales de reapareamiento diferentes para machos y hembras. Los machos, en mayor cantidad que las hembras, pueden incrementar su éxito reproductivo a largo plazo obteniendo múltiples apareamientos. El conflicto sexual puede expresarse durante el apareamiento y después durante el cuidado parental. Si los machos intentan aumentar su éxito apareándose con el mayor número de hembras posibles, éstas, que no necesitan varios machos para fertilizar todos sus huevos, pueden de todos modos intentar varios apareamientos con machos distintos. De este modo las hembras pueden obtener beneficios indirectos tales como "buenos genes" que confieran mayor viabilidad y/o atractivo a las crías o bien, beneficios directos como recursos y cuidado paterno (Birkhead y Parker 1997). En especies en las que se requiere cuidado parental más allá de la inversión inicial en el huevo, el conflicto entre parejas puede tener uno de los siguientes resultados: que ambos padres cuiden a las crías, que sólo alguno de ellos lo haga, o que ninguno de los padres se haga cargo de la descendencia (Westneat y Sargent 1996). El que un padre o el otro sea el responsable del cuidado de las crías depende, entre otros factores, de las posibilidades que él tenga de aumentar su éxito reproductivo con futuros apareamientos. En general, se esperaría que, dado el

alto costo que representa para una hembra la producción del huevo, la probabilidad de obtener un siguiente apareamiento es mucho menor que para un macho, y por lo tanto predomine el cuidado materno (Trivers 1972).

El cuidado parental, en una definición amplia, es cualquier conducta de los padres que incremente la adecuación de la descendencia (Clutton-Brock 1991). La decisión de un individuo sobre la cantidad de cuidado parental que invierte en una cría afecta su adecuación, ya que el cuidado parental aunque aumenta la viabilidad de una cría es costoso para el padre. Trivers (1972) definió inversión parental como cualquier conducta de los padres en una cría que incremente sus oportunidades de sobrevivencia (y su éxito reproductivo) a expensas de la habilidad del padre para invertir en otra cría. Por ello, se esperaría que los padres ajusten su inversión en relación al balance entre los beneficios para las crías y los costos para ellos mismos (Winkler 1987).

En general, medir los costos y los beneficios del cuidado parental sobre la adecuación de por vida de los individuos es difícil, por lo que en muchos casos cuando se pretende evaluar los efectos de la inversión parental se miden frecuencias y duraciones de conductas, costos energéticos o sobrevivencia próxima de los padres (Clutton-Brock y Godfray 1991). Por ejemplo, Ekman y Askenmo (1986) registraron en el herrerillo montañero (*Parus montanus*) un decremento en la sobrevivencia de los padres a la siguiente temporada cuando la inversión parental fue mayor, i. e. hubo una mayor producción de emplumados (Ekman y Askenmo 1986; otro ejemplo Maigret y Murphy 1997). Otro estudio en el cual se evaluaron costos de la inversión parental, es el realizado por Visser y Lessells (2001) en el carbonero común (*Parus major*). En este estudio se midió el costo de la producción de huevos y la incubación sobre la adecuación de las hembras. Los tamaños de nidada fueron aumentados experimentalmente y se midió adecuación como la sobrevivencia de la hembra a la siguiente reproducción sumada a la producción de emplumados. Los individuos que hicieron un mayor esfuerzo reproductivo tuvieron una disminución en la adecuación (Visser y Lessells 2001).

La crianza de una nidada puede representar otro tipo de costo para los padres, como es la pérdida de oportunidades de apareamiento. La decisión de permanecer con las crías o desertar el cuidado parental podrá depender de las oportunidades que tiene cada sexo de conseguir otra pareja, machos y hembras valorarán costos y beneficios de presentes y futuros eventos reproductivos. Las oportunidades de aparearse pueden ser distintas para machos y hembras, por ejemplo en el chorlito níveo (*Charadrius alexandrinus*) las hembras frecuentemente abandonan la crianza de la nidada al cuidado exclusivo de los machos. En esta especie las hembras tienen más oportunidades de conseguir pareja que los machos (Székely 1996). Aun así, en muchas ocasiones es el macho el que abandona el cuidado de la nidada, la deserción del macho es común en patos, lagópodos, avutardas, aves playeras, colibríes, guíameles y paserinos (Székely, et al. 1996). Debido a la inversión inicial en la reproducción (producción del huevo), las hembras están más comprometidas con el cuidado parental, este hecho puede favorecer que sean los machos quienes deserten el cuidado de la nidada. Otro factor que determina las asimetrías entre machos y hembras en el cuidado parental es la certeza de paternidad. Los machos pueden disminuir la cantidad de cuidado parental cuando la certeza de paternidad es baja. La paternidad extrapareja es común entre especies con cuidado biparental de la nidada (Birkhead y Møller 1992), y se correlaciona negativamente con la inversión de los machos en la crianza (Møller 2000; Lifjeld, et al. 1998).

Aunque existen casos en los que las hembras se hacen cargo de la mayor parte del cuidado parental, la participación del macho en la crianza frecuentemente es importante. Algunas veces las hembras no pueden criar solas a la nidada y la falta del macho tiene un efecto negativo sustancial en su éxito reproductivo. De hecho, durante la etapa temprana de crianza las hembras no son capaces de incrementar el tiempo de forrajeo para compensar la ausencia del macho (Clutton-Brock 1991). Los efectos de la ausencia del cuidado paterno varían entre las especies: reduce la tasa de crecimiento de los pollos, la sobrevivencia de la nidada y de los emplumados, o de los juveniles (Clutton-Brock 1991). En el saltaparedes continental (*Troglodytes aedon*), Bart y Tornes (1989)

encontraron que la sobrevivencia de crías se redujo un 63% cuando el padre fue experimentalmente removido. La temporada en la cual se realizó el estudio fue especialmente desfavorable debido a condiciones ambientales adversas (Bart y Tornes 1989), por lo que es posible que este efecto pase desapercibido en temporadas favorables. La necesidad de cuidado paterno determina que incluso en algunas especies poligínicas (un macho apareado con varias hembras), los machos inviertan en el cuidado parental. En el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) una especie poligínica y territorial, los machos proveen cuidado parental dependiendo del tamaño de la nidada y la edad de las crías, además del "estatus" de las hembras (los machos prefieren contribuir en nidos de hembras que se establecieron primero dentro de su territorio). La frecuencia de alimentaciones de machos a crías aumenta en nidos de mayor tamaño de puesta (Whittingham 1989).

Diferencias entre machos y hembras en el cuidado parental

En la mayoría de las especies de aves (90%) hay cuidado biparental, debido a que cada macho y cada hembra dejan en promedio una mayor descendencia si crían juntos a la nidada (Lack 1968). Aunque ambos padres cuiden a la nidada, el grado y la participación relativa del macho y de la hembra en la crianza varían ampliamente (Clutton-Brock 1991). Machos y hembras pueden adoptar distintos roles en el cuidado parental, es decir, invertir diferente en conductas durante la crianza de la nidada. En muchas especies de aves paserinas las hembras incuban más que los machos, y éstos pasan más tiempo defendiendo el territorio (Lack 1968). Por ejemplo en el cenizote (*Mimus polyglottos*), los machos parecen defender o vigilar más activamente a las crías que las hembras, y también brindan protección a su pareja (Breitwisch, et al. 1989). En el herrerillo montañero (*Parus montanus*), la defensa del nido presenta patrones distintos en machos y en hembras; antes de la eclosión las hembras defienden más activamente, mientras que cuando hay crías los machos invierten más en la defensa del territorio (Rytkönen, et al. 1993).

Las diferencias en el cuidado parental entre machos y hembras pueden estar relacionadas con la edad de las crías. Breitwisch y colaboradores (1986) encontraron en el cenizote (*Mimus polyglottos*) que aunque no hubieron diferencias en la frecuencia de alimentaciones de machos y hembras a crías, los padres distribuyen de manera distinta las alimentaciones a la nidada. En los primeros días de crianza (días 1-4) las hembras alimentan más, pero se observa un pico de alimentaciones por parte de los machos durante la etapa de mayor crecimiento de las crías (Breitwisch, et al. 1986). Estas diferencias pueden estar relacionadas con el hecho de que las hembras estén "guardando energía" para futuras reproducciones en los periodos de mayor demanda de alimento de las crías (Breitwisch, et al. 1986).

Otra razón por la cual los padres pueden modificar la magnitud de su inversión en el cuidado de la nidada es su condición física o calidad, ya que la calidad (i. e. genética) de un individuo determina sus habilidades para sobrevivir y/o para criar (Hoelzer 1989). La condición de los padres afecta la cantidad y la calidad del cuidado parental, y ésta se ha estimado usando características como el peso o la talla de los individuos. Los individuos en mejores condiciones tendrán una mayor capacidad de invertir en la producción de huevos, en la incubación y en algunos casos en la alimentación de las crías. En dos especies de aves playeras, la aguja colinegra (*Limosa limosa*) y el avefría europea (*Vanellus vanellus*), se encontró que existen diferencias en la inversión parental relacionadas con la condición (= peso) de los padres (Hegyi y Sasvari 1998). En este estudio las hembras y los machos más pesados incubaron por más tiempo que los ligeros. Además, los machos más pesados al inicio de la incubación alimentaron durante un periodo más largo a las crías que los machos más ligeros (Hegyi y Sasvari 1998). En algunas especies el gasto energético durante la inversión parental está relacionado positivamente con el peso de los padres y con el tamaño de la nidada. Tinbergen y Dietz (1994) encontraron en el carbonero común (*Parus major*) una relación positiva entre el peso y el gasto energético diario de las hembras durante la crianza, medido como un aumento o disminución en la tasa metabólica; aunque no encontraron relación con las medidas corporales como el tarso y con la edad.

Inversión parental y atractivo de la pareja

Ciertos rasgos físicos de un individuo están relacionados de manera positiva con su habilidad en la crianza (Hoelzer 1989), y son indicadores de calidad genética que podría pasar a la descendencia. Por ejemplo, el brillo y la coloración del plumaje en algunas especies de aves son buenos predictores de calidad en el cuidado parental (Hill 1990). En el carbonero común (*P. major*) los machos más coloridos (banda de color más ancha en el pecho) defienden más activamente a la nidada y tienen crías más pesadas que los machos menos coloridos; las crías son más pesadas como resultado de un rápido crecimiento durante la primera etapa de crianza (Norris 1990).

En cada evento reproductivo, las hembras elegirán a su pareja dependiendo de los beneficios directos (e. g. cuidado parental) que puedan obtener basándose en indicadores fenotípicos de los machos. También puede darse el caso de que las hembras elijan a su pareja de manera que obtengan beneficios indirectos para su descendencia, y no necesariamente cuidado parental. Una pareja atractiva puede significar territorios de calidad, huevos bien desarrollados, o transmitir genes que incrementen la viabilidad o el atractivo de las crías (Sheldon 2000).

Es posible que las hembras apareadas con machos atractivos o de "buena calidad" hagan una mayor inversión parental. Las hembras decidirán la cantidad de recursos que asignen al cuidado de las crías dependiendo del atractivo de su pareja, y la selección favorecerá esta decisión (Burley 1986). Las hembras pueden invertir más en la producción del huevo, en la incubación y en el aprovisionamiento de las crías de machos atractivos, que en las de otros machos. En los patos comunes (*Anas platyrhynchos*), Cunningham y Russell (2000) encontraron que al aparear hembras de manera secuencial con machos atractivos y no atractivos, éstas ponen huevos más grandes con los machos atractivos, y esto significa que las crías tendrán mayores oportunidades de sobrevivir durante sus primeros días de vida. Otro ejemplo de inversión diferencial es el observado por Gil y colaboradores (1999) en los

pinzones cebra (*Taeniopygia guttata*); las hembras depositaron más testosterona en los huevos de machos experimentalmente atractivos (existe evidencia de que las hembras de esta especie prefieren aparearse con machos que tienen anillos color rojo, al contrario de machos con anillos verdes). Un aumento en la testosterona produce crías que solicitan más alimento, que crecen más rápido y que son dominantes sobre sus hermanos (Shwabl 1993).

Dimorfismo sexual y cuidado parental

Como una consecuencia evolutiva de la competencia por el acceso a hembras, en ciertas especies los machos presentan caracteres epigámicos muy elaborados. El dimorfismo sexual está asociado típicamente con el grado de poliginia, es decir, que en especies donde un macho se aparea con varias hembras es común encontrar machos muy ornamentados (Kirkpatrick, et al. 1990). Se espera entonces que en especies monógamas, los machos tengan caracteres epigámicos menos exagerados en comparación con especies poligínicas (Kirkpatrick, et al. 1990). En contraste con este patrón, existen especies socialmente monógamas con marcado dimorfismo sexual en coloración del plumaje (Møller 1986). La coloración brillante en el plumaje de machos socialmente monógamos puede actuar como un indicador de su calidad. Esto se debe a que típicamente la producción y mantenimiento de los ornamentos representan costos, y aquellos machos que pueden pagarlos podrían con ello indicar también su capacidad para cubrir los costos relacionados con el cuidado parental, entre otros (Møller y Birkhead 1994). Es pues claro que, aunque sea una situación frecuente, el dimorfismo sexual no necesariamente está asociado a un sistema de apareamiento poligínico, y la monogamia social puede incluir apareamientos poligámicos (extrapareja). El tipo de cuidado parental también varía con el sistema de apareamiento. En especies poligínicas es frecuente que haya cuidado uniparental de la nidada, y en la mayoría de los casos son las hembras quienes proveen a las crías. En contraste, las especies monógamas, típicamente menos dimórficas, presentan cuidado biparental de la nidada.

Es posible que en especies monógamas que presentan dimorfismo sexual, el cuidado parental esté sesgado a las hembras. Los machos de estas especies invierten en mantener y exhibir caracteres fenotípicos costosos, y por este motivo pueden tener una participación menor en la crianza. El mosquero cardenalito (*Pyrocephalus rubinus*) es un ave monógama con un marcado dimorfismo sexual en coloración del plumaje. Se podría esperar que en esta especie las hembras tuvieran una mayor participación en el cuidado parental que los machos.

El Mosquero Cardenalito

El mosquero cardenalito (*Pyrocephalus rubinus*; Passeriformes: Tyrannidae) se distribuye desde el sur de los Estados Unidos hasta Sudamérica (De Graaf y Rappole 1995). En México es conspicuo y está ampliamente distribuido, y sus poblaciones generalmente son residentes durante la época de reproducción. Son aves comunes en áreas abiertas con árboles y arbustos bajos, pero también se localizan en bosques de baja densidad, y se les encuentra fácilmente perchados en rejas o en ramas bajas de los árboles. El macho presenta un color rojo escarlata en la cresta, pecho y vientre que contrasta con partes altas oscuras en las alas y con un antifaz. La hembra tiene un color café cenizo en las partes altas que se va desvaneciendo hacia las alas y la cola; el cuello y el pecho son blanquecinos y hacia la parte ventral se vuelve rosado-rojizo o amarillento. Los juveniles y los machos inmaduros son parecidos a las hembras, sólo que éstos últimos presentan algunas manchas rojizas que se completarán al primer año (Howell y Webb 1995).

Se trata de aves socialmente monógamas con cuidado biparental de la nidada. Las hembras construyen el nido, que es de forma de copa, hecho con pastos, ramas, hojas secas y otros materiales que pueden estar unidos con telaraña y decorados con líquenes, en su interior se puede encontrar pelo y algunas plumas (Baicich y Harrison 1997). Sus puestas son comúnmente de 3 huevos (algunas veces 2 o 4) puestos a intervalos diarios y que son incubados por las hembras únicamente (Baicich y Harrison 1997). Las crías son altriciales y

ambos padres las alimentan durante 14-16 días en el nido (Baicich y Harrison 1997). La temporada reproductiva inicia a principios o mediados de marzo y pueden tener hasta dos puestas en un mismo año (Baicich y Harrison 1997). Desde el establecimiento de los territorios y durante el periodo de cortejo los machos realizan vuelos de despliegue espectaculares. En los despliegues, los machos, alcanzan alturas de hasta 30 m agitando rápidamente las alas mientras mantienen el pecho erguido. Durante el vuelo, la cola y la cabeza se encuentran levantadas hacia atrás y las plumas del pecho y la cabeza están erectas. En los vuelos de despliegue se emiten cantos, y de vez en cuando puede haber una interrupción en el aleteo y el ave puede perder altura (Archer 1996).

Además de la información general que se encuentra en guías (e. g. Baicich y Harrison 1997, Howell y Webb 1995), existen pocos estudios sobre esta especie, los cuales describen someramente los vuelos de despliegue de los machos, sus cantos y algunos aspectos de su reproducción como las fechas de construcción de nido (Archer 1996, Smith 1967, 1970).

En el presente trabajo nos propusimos evaluar la participación relativa de machos y hembras en el cuidado parental. Decidimos analizar si existen diferencias entre la cantidad de cuidado parental provista por el padre y la madre durante la construcción del nido, la incubación y la alimentación de crías. De igual manera, nos propusimos conocer las posibles variaciones en el cuidado parental relativo de machos y hembras en relación a su condición (peso y longitud del tarso) y al atractivo de la pareja (conductas de cortejo).

OBJETIVO

Evaluar en el mosquero cardenalito *Pyrocephalus rubinus*, la inversión en el cuidado parental en relación a (1) la condición (peso y talla) de los individuos, (2) los caracteres fenotípicos de los machos (peso y talla, conductas de cortejo), y (3) la inversión parental relativa de machos y hembras.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

a) Si el peso y la talla de un individuo reflejan en cierta medida su condición y su capacidad para invertir en la crianza, esperaríamos que:

1. Los machos de mayor peso y talla invertirán más en la alimentación a crías y tendrán un mayor éxito reproductivo que los machos de menor peso y talla.

2. Las hembras de mayor peso y talla invertirán más en la incubación, en la alimentación a crías y tendrán un mayor éxito reproductivo que las hembras de menor peso y talla.

b) Si los despliegues de cortejo de los machos y las alimentaciones de machos a hembras son un indicador de su capacidad para invertir en el cuidado parental, esperaríamos que:

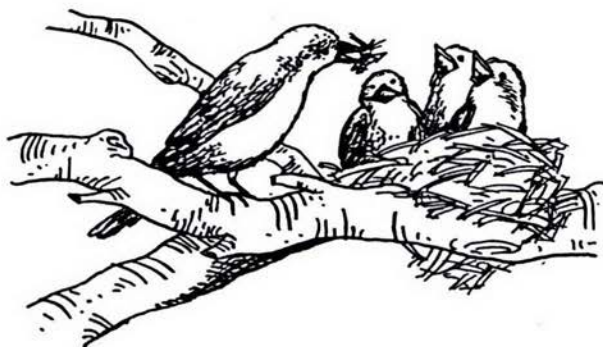
3. Los machos que inviertan más en conductas de cortejo (despliegues de mayor duración, mayor frecuencia de alimentaciones a hembras) alimentarán a las crías con mayor frecuencia y tendrán un mayor éxito reproductivo que los machos que inviertan menos.

c) Si las hembras ajustan su inversión en la crianza dependiendo de la calidad de su pareja, se esperaría que:

4. Las hembras apareadas con machos de mayor peso y talla, que realicen despliegues más largos y que tengan una mayor frecuencia de alimentaciones a su pareja, invertirán más durante el cuidado de la nidada que las hembras apareadas con machos de menor peso y talla, que realicen despliegues cortos y que tengan una frecuencia menor de alimentaciones a hembras.

d) En el mosquero cardenalito los machos invierten en caracteres sexuales secundarios, además defienden activamente sus territorios, y alimentan a la hembra durante el periodo reproductivo por lo que esperaríamos que:

5. Los machos inviertan menos que las hembras en la alimentación y cuidado de la nidada.



MÉTODOS

Este estudio se realizó de febrero a agosto del 2000 en el bosque de San Diego Metepec, ubicado junto al Centro de Investigaciones Fisiológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, en la ciudad de Tlaxcala, México. Al inicio de la temporada de campo se ubicaron los machos que defendían un territorio en la zona y se escogieron como focales. A medida que avanzó la temporada arribaron otros machos que se incorporaron a las observaciones hasta obtener un total de 21 machos focales defendiendo territorios. En la mayoría de estos territorios fueron establecidos posteriormente los nidos. A partir de marzo se iniciaron los registros conductuales de los individuos focales, y se continuaron hasta agosto del 2000.

Desde el inicio de la temporada se intentó capturar a todos los machos y hembras de la zona de estudio utilizando redes de niebla y reproducciones de grabaciones de cantos de los machos para atraerlos. Los individuos capturados (N=13 machos, N=9 hembras) fueron marcados individualmente utilizando un anillo de aluminio numerado y uno o dos anillos de plástico de color. Para poder identificar a los individuos a distancia se siguió un código con base en la posición del anillo de color. Se evitaron los colores rojo, rosa, naranja y amarillo para no interferir con la elección de pareja (ver Burley 1986). Los individuos marcados se pesaron con una balanza electrónica (± 0.1 g) y se les midió con un vernier (± 0.1 mm) el largo del pico y el tarso.

Para determinar el éxito reproductivo, en los territorios en los que se establecieron nidos se registró periódicamente (cada 2-3 días) la presencia de los huevos o las crías en el nido. En los casos de nidos muy altos se utilizó una escalera metálica y un espejo unido a un tubo extensor para observar el contenido de los nidos. Con estos registros se obtuvieron las fechas de puesta, eclosión y emplumado de los polluelos, así como el tamaño de puesta y el tamaño de nidada. Las crías fueron anilladas antes del emplumado (aproximadamente a los 10 días de edad), y se les tomaron medidas de peso (± 0.1 g), largo de pico y tarso (± 0.1 mm). Para determinar el sexo de las crías anilladas se tomó una muestra de sangre de 50 μ l, que se conservó en

0.1 ml de una solución buffer de EDTA (pH 8). Posteriormente, de las muestras de sangre se hizo una extracción de ADN en el laboratorio, y utilizando la técnica de PCR (reacción en cadena de polimerasa) se analizaron secuencias de los genes CHD. Estos genes se ubican en los cromosomas sexuales de algunas especies de aves, incluyendo Passeriformes, lo que permite el sexado de los individuos (Griffiths, et al. 1998). En los territorios en los que permanecieron las crías después del emplumado se registró la supervivencia de los polluelos volantones y se cuantificó el cuidado parental.

REGISTROS DE CONDUCTA

Para conocer la distribución de las conductas durante el día y definir los horarios de las observaciones, durante una semana al inicio de la temporada de campo, se hicieron registros a lo largo del día (08.00 a 18.00 h). A partir de estos datos se definieron los criterios para registrar las conductas y se hicieron pruebas de confiabilidad entre los observadores. No se observaron periodos de mayor actividad durante el día (ver análisis de incubación y duración de despliegues por hora del día), por lo que los registros focales de conducta fueron distribuidos homogéneamente a partir de las 8:00 y hasta las 18:00 hrs.

Cada registro focal de conducta tuvo una duración de 51 minutos, y se consideró válido sólo si el individuo focal no se perdió de vista por más de 15 minutos seguidos. Con el fin de obtener un número de registros balanceado entre los individuos de la muestra, se hizo al menos una observación de cada individuo focal por semana. Los registros de hembras y machos fueron realizados por dos personas, un observador y un anotador. Las observaciones conductuales se realizaron utilizando binoculares (10x40) y telescopio (30-60x). En cada registro se anotaron las frecuencias (vuelos de cortejo, pleitos, persecuciones, cópulas, despliegues, defensa de nido, construcción de nido, alimentaciones a hembras y a crías) y duración (despliegues, incubación) de las conductas realizadas por el individuo focal. Estos registros se hicieron durante la época de cortejo, construcción de nido e incubación. A partir de la

eclosión de las crías y durante su permanencia en el nido, las observaciones se hicieron utilizando al nido como unidad focal. En estos casos una persona observó y anotó frecuencias de conductas realizadas por cualquiera de los padres (identificándolos por sexo y cuando era posible por anillo), tales como defensa de nido, alimentaciones, limpieza de nido.

Definiciones operativas de las conductas registradas:

Intentos de cópulas: cuando el macho se posa sobre el dorso de la hembra y ésta levanta las plumas de la cola.

Pleitos: picotazos entre individuos, en algunas ocasiones se observaron llamados y cantos; se anotó quien iniciaba la agresión y el territorio.

Persecuciones: vuelos rápidos siguiendo a un individuo, o al contrario, un individuo siguiendo rápidamente al focal. Se anotó cual individuo inició la persecución.

Vuelos de "cortejo": vuelos sincrónicos con aleteos rápidos de hembras y machos juntos, y vuelos de machos sobre la cabeza de la hembra mientras se encuentra perchada.

Despliegues: vuelos de machos alcanzando alturas de hasta 30 m con cantos y aleteos rápidos que asemejan el vuelo de una mariposa. Durante el vuelo, la cola y las alas se mantienen levantadas y las plumas de cabeza y pecho se encuentran erectas. Entre cada canto puede haber una interrupción en el aleteo, y el ave puede perder altura (Archer 1996). Generalmente los cantos son repetidos varias veces durante el vuelo.

Construcción de nido: acarreo de material al sitio del nido, fabricación del nido.

Incubación: tiempo en segundos de permanencia sobre la puesta.

Defensa de nido: vuelos rápidos, picotazos y vocalizaciones a aves que se aproximan (1 - 3 m) al nido.

Alimentaciones a hembras: el macho lleva alimento (algún insecto, algunas veces identificable) a la hembra dentro o fuera del nido. En algunos casos previo a la alimentación el macho emite cantos o llamados a la hembra y ésta se dirige hacia él en un vuelo rápido y directo.

Alimentaciones a crías: cuando hembras y machos dan alimento (algún insecto, algunas veces identificable) a las crías en el nido. En ocasiones el macho alimentaba a la hembra en el nido e inmediatamente ella alimentaba a las crías, en estos casos se consideró como alimentación del macho y se sumó a todas sus alimentaciones en un análisis separado.

Alimentaciones a crías después del emplumado: cuando hembras y machos dan alimento (algún insecto, algunas veces identificable) a polluelos volando dentro del territorio.

Cada hoja de registro incluyó la fecha y hora, el sexo y la identidad del individuo (si estaba anillado), así como el territorio en el que se encontraba (ubicación).

A lo largo de la temporada se realizaron observaciones y registros focales de conducta de 21 machos y 20 hembras, de los cuales fue posible capturar, medir y marcar a 13 machos y nueve hembras. Las hembras restantes se identificaron en función de su coloración y permanencia con un macho en un territorio; los machos, en función de la defensa de su territorio. Las hembras fueron capturadas en distintos momentos con respecto a la fecha de puesta; los machos que tuvieron nidada, fueron capturados antes de la puesta. De las nueve hembras capturadas, ocho pusieron huevos y seis tuvieron crías. De los machos capturados, 10 tuvieron nido con huevos y seis tuvieron crías; dos machos no tienen medida de tarso. Esto explica variaciones en los tamaños de muestra.

El número total de registros de machos fue 233 con un promedio de 11.1 ± 5.0 (promedio \pm desviación estándar) registros por individuo y 232 de hembras con un promedio de 11.6 ± 5.5 registros por individuo. De las 21 parejas focales, 18 establecieron nidos en su territorio. En total se observaron 34 intentos reproductivos (=construcción de nido) incluyendo puestas 1 (N=19), puestas 2 (N=11) y puestas 3 (N=4). Únicamente hubo éxito de eclosión en puestas 1 y 2. El número de nidos en los que por lo menos eclosionó una cría fue 14 (incluyendo dos segundas puestas), para los cuales

se realizaron 53 registros focales con un promedio de 3.8 ± 2.4 observaciones por nido.

Al inicio del trabajo de campo (finales de marzo-principios de abril) se encontraron 13 machos defendiendo territorios, la muestra de 21 machos se completo a principios de mayo. Las fechas de construcción de nido fueron, nidos 1: 12 abril-8 junio, nidos 2: 16 mayo-8 junio, nidos 3: 6-20 junio. Las fechas de puesta en las puestas 1 fueron del 18 de abril al 8 de junio, en las puestas 2 del 16 de mayo al 15 de junio y en las puestas 3 del 8 de junio al 4 de julio. Las fechas de eclosión de los nidos focales fueron del 29 de mayo al 11 de julio.

ANÁLISIS DE DATOS

En los análisis de incubación se consideró a las 1as, 2as y 3as puestas de la misma pareja como intentos reproductivos independientes. Cuando se compararon nidos exitosos y fracasados, se consideró *éxito* si al menos un pollo eclosionó en el nido y *fracaso* cuando no eclosionó ningún pollo o desaparecieron los huevos.

Las fechas de puesta se calcularon de la siguiente forma:

- En los nidos que se observaron desde la puesta del primer huevo, se consideró fecha de puesta a la fecha cuando se completó la puesta de 3 huevos (N=6).
- Cuando no se pudo observar el contenido del nido (N=6), se tomó como fecha de puesta la fecha en la que se registró por primera vez incubación de la hembra focal.
- En los casos en los que no fue posible utilizar los criterios anteriores (N=2 nidos), el día de puesta se estimó restando al día de eclosión el promedio de días de incubación de los nidos en los que se registró la fecha de puesta y eclosión (15 ± 2 días, N=12).

Para cuantificar el cuidado parental durante la etapa de incubación se analizó (1) el tiempo total acumulado de incubación (s), que es la suma de todos los periodos de incubación durante una sesión de registro focal, (2) la duración de los periodos de incubación, que es el promedio de las fracciones de tiempo (s) de incubación durante el registro focal, y (3) la duración de los periodos sin incubar, que es el promedio de las fracciones de tiempo (s) sin incubación en un registro focal.

Como medida de condición de los individuos se utilizaron independientemente las medidas de peso y largo de tarso de machos y hembras.

Se calcularon regresiones lineales simples para establecer si la duración de la construcción de nido varía con la fecha de puesta, y si el tiempo total de incubación, los periodos de incubación y los periodos sin incubar varían con la edad de los huevos (no. de día a partir de la puesta) (Sokal y Rohlf 1981). El tiempo total de incubación se evaluó de igual modo en relación a las medidas de condición de machos y hembras, y con la duración de los despliegues de los machos.

De los despliegues de los machos, se analizó la relación con la fecha, con la hora del día, y además con el día en relación a la puesta (día de puesta = 0) utilizando el coeficiente de correlación de rangos de *Spearman*, ya que la muestra no tuvo una distribución normal (Siegel y Castellan 1995). En todos los casos se analizó el promedio de duración de despliegues por registro focal, y en el caso del día de puesta se calculó un promedio por día.

Para evaluar si la frecuencia de alimentaciones de machos y hembras a crías antes del emplumado varía con la fecha y con la edad de las crías se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de *Spearman*. Con el fin de conocer si la frecuencia de alimentaciones de los padres está relacionada con su condición y con los despliegues de los machos se calcularon regresiones lineales simples.

Para analizar las alimentaciones de cortejo de machos a hembras, se calculó un promedio de cada pareja por registro desde la época de cortejo hasta el fin de la incubación. Este promedio se correlacionó con la frecuencia de alimentaciones de ambos padres a sus crías, con la duración de los despliegues y con el tiempo total de incubación. En éstos análisis se utilizaron también regresiones lineales simples.

Después de la eclosión, en los análisis en los que se compararon nidos exitosos con nidos fracasados. Se consideró *éxito* cuando al menos un pollo llegó al emplumado y *fracaso* cuando se perdió la nidada.

Las frecuencias de alimentaciones a crías se compararon usando un análisis de varianza de dos vías (ANOVA). Los valores en la variable de respuesta fueron el promedio de la frecuencia de alimentaciones de todas las sesiones para cada nido (i. e. el análisis incluyó sólo un valor por nido para machos y otro para hembras). Los dos factores incluidos en el análisis fueron el sexo del padre (macho = 1, hembra = 2) y el éxito o fracaso de la nidada (éxito = 1, fracaso = 2) (Sokal y Rohlf 1995). En un segundo análisis se sumaron al promedio de alimentaciones de machos a crías, las alimentaciones de machos a hembras durante la crianza de la nidada.

Se evaluaron posibles variaciones del éxito reproductivo (no. crías emplumadas/ no. crías eclosionadas) con la fecha de puesta, la frecuencia de alimentaciones de ambos padres en cada nido (promedio por registro de alimentaciones de hembras + machos), el peso y el tarso de los individuos, la duración de los despliegues de los machos y la frecuencia de alimentaciones de machos a hembras durante el cortejo y la incubación. En el caso de los despliegues y las alimentaciones de machos a hembras se incluyó un análisis de éxito de eclosión (no. crías eclosionadas / no. huevos). Los análisis de éxito reproductivo (y de éxito de eclosión) fueron realizados utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLIM 4, 1992) declarando una distribución de errores binomial (por tratarse de proporciones basadas en un máximo de tres crías) y

una función de enlace Logit (Crawley 1993). Para cada análisis la variable de respuesta fue el número de crías emplumadas del total de crías que eclosionaron, mientras que las variables independientes se incluyeron en los modelos como variables continuas. El ajuste del modelo y la proporción de devianza explicada por cada término se mide como un valor de χ^2 (Crawley 1993).

De las pruebas estadísticas en las cuales la variable independiente aparecía en otras correlaciones de la misma naturaleza, se ajustó el valor de α al número de comparaciones según la fórmula de Dunn-Sidák (Sokal y Rohlf 1995).

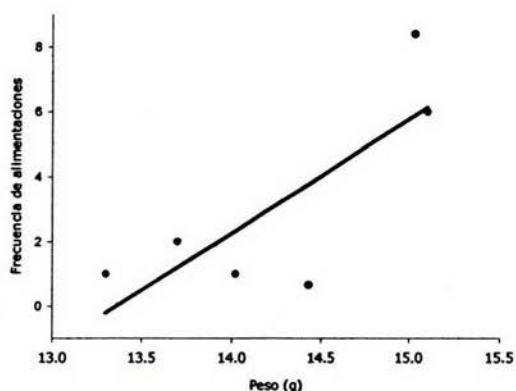
En todos los resultados, se reportan promedios \pm desviación estándar a menos que se indique otra cosa. Cuando la predicción fue direccional, y en la prueba estadística el resultado fue significativo se reportan valores de p de una cola (marcados con *).

RESULTADOS

Predicción 1. Los machos de mayor peso y tamaño de tarso invertirán más en la alimentación de crías y tendrán un mayor éxito reproductivo (éxito de emplumado) que los machos de menor peso y tamaño de tarso.

Los machos más pesados alimentaron con mayor frecuencia a sus crías ($r^2=0.62$, $p=0.03^*$, $N=6$; Figura 1), pero no se encontró relación entre el largo del tarso y la frecuencia de alimentaciones de machos a crías ($r^2=0.20$, $p=0.44$, $N=5$).

Figura 1



Frecuencia de alimentaciones de machos a crías
y peso (g) de los machos ($r^2=0.62$, $p=0.03^*$, $N=6$).

Por otro lado, las medidas de condición de los machos no estuvieron relacionadas con la probabilidad de éxito reproductivo. Ni el peso, ni el largo del tarso de los machos se relacionaron con la proporción de emplumados (peso: $r^2=0.21$, $p=0.36$, $N=9$; tarso: $r^2=0.01$, $p=0.88$, $N=8$).

Predicción 2. Las hembras de mayor peso y tamaño de tarso invertirán más en la incubación, en la alimentación a crías y tendrán un mayor éxito reproductivo (éxito de emplumado) que las hembras de menor peso y tamaño de tarso.

El tiempo total de incubación por sesión no tuvo relación con la fecha de puesta ($r^2=0.02$, $p=0.35$, $N=28$ nidos, incluyendo puestas 2 y 3), con la hora del día ($r^2=0.03$, $p=0.28$, $N=28$), ni con la edad de los huevos ($r^2=0.11$, $p=0.16$, $N=28$). La edad del huevo no estuvo correlacionada con la variación en la duración promedio de los periodos de incubación ($r^2=0.01$, $p=0.20$, $N=28$), ni de los periodos sin incubar ($r^2<0.01$, $p=0.92$, $N=28$).

El tiempo total acumulado de incubación por sesión de registro no parece estar relacionado con el peso de la hembra ($r^2=0.27$, $p=0.18$, $N=8$) ni con su talla (largo de tarso: $r^2=0.03$, $p=0.69$, $N=8$).

Tampoco se encontró relación entre el peso de la hembra y su frecuencia de alimentaciones a crías en el nido ($r^2=0.12$, $p=0.50$, $N=6$) o entre la frecuencia de alimentaciones y talla de la hembra (largo del tarso: $r^2=0.03$, $p=0.75$, $N=6$).

Contrario a nuestra predicción, las hembras más ligeras fueron marginalmente más exitosas ($\chi^2=11.09$, $p<0.01$, $r^2=0.61$, $p=0.06$, $N=8$), y no hubo relación entre el éxito de emplumado y el largo del tarso ($r^2=0.08$, $p=0.57$, $N=8$).

Predicción 3. Los machos que inviertan más en conductas de cortejo (despliegues de mayor duración, mayor frecuencia de alimentación a hembras durante cortejo e incubación) invertirán más en la alimentación de crías y tendrán un mayor éxito reproductivo (éxito de emplumado) que los machos que inviertan menos.

La duración de los despliegues de los machos no tuvo relación con la fecha (*Spearman*=0.19, $p=0.15$, $N=20$ machos), la hora del día (*Spearman*=0.03, $p=0.80$, $N=20$), o el día en relación a la fecha de puesta (*Spearman*=0.07, $p=0.61$, $N=20$).

La duración de los despliegues de los machos no estuvo relacionada con la frecuencia de alimentaciones de machos a hembras durante cortejo e incubación ($r^2=0.14$, $p=0.11$, $N=18$).

Con respecto a los despliegues, los resultados no apoyaron la predicción; no se encontró relación entre la duración del despliegue de los machos y la frecuencia con la que alimentaron a las crías en el nido ($r^2=0.05$, $p=0.50$, $N=11$); tampoco estuvieron relacionados al éxito de eclosión ($r^2=0.08$, $p=0.28$, $N=20$), ni al éxito de emplumado ($r^2<0.01$, $p=0.84$, $N=11$).

De igual modo, no se encontró relación entre la frecuencia de alimentaciones de machos a su pareja, durante cortejo e incubación, y la frecuencia de alimentaciones de machos a crías antes del emplumado ($r^2=0.15$, $p=0.27$, $N=10$). La frecuencia de alimentaciones de machos a hembras no se relacionó con el éxito de eclosión ($r^2<0.01$, $p=0.86$, $N=18$), ni con el éxito de emplumado ($r^2=0.24$, $p=0.16$, $N=10$).

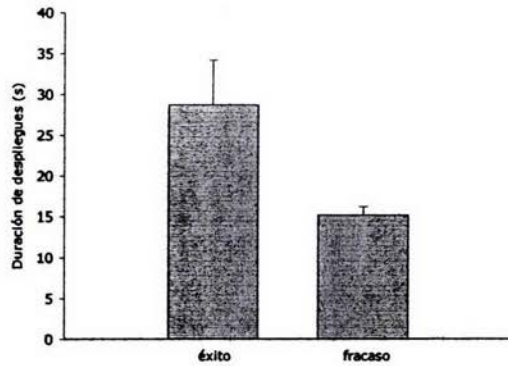
Predicción 4. Las hembras apareadas con machos de mayor peso y tamaño de tarso, que realicen despliegues más largos o que alimenten con mayor frecuencia a la pareja durante cortejo e incubación, invertirán más durante el cuidado de la nidada que las hembras apareadas con machos de menor peso y tamaño de tarso, que realicen despliegues cortos y que tengan una frecuencia de alimentaciones a hembras menor.

Incubación

La inversión de las hembras durante la incubación no estuvo positivamente relacionada con la condición de su pareja. No se encontró relación entre el peso del macho y el tiempo de incubación ($r^2=0.35$, $p=0.07$, $N=10$); y el tamaño del tarso de los machos no se relacionó con el tiempo que las hembras incubaron la puesta ($r^2=0.17$, $p=0.30$, $N=8$).

No se encontró relación entre el tiempo total de incubación promedio de cada hembra y la duración promedio de los despliegues de su pareja ($r^2=0.03$, $p=0.44$, $N=18$). Sin embargo, la duración promedio de los despliegues de machos que tuvieron algún éxito de eclosión (28.7 ± 17.9 s) fue 47.1% mayor que los despliegues de machos cuyas parejas perdieron la puesta antes de la eclosión (15.2 ± 3.0 seg., $U=70$, $p=0.03^*$; Figura 2).

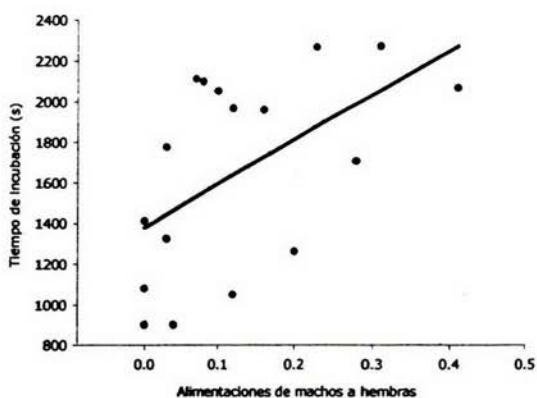
Figura 2



Duración promedio (\pm ee) de despliegues de cortejo de machos con éxito (N=11) o fracaso (N=9) de eclosión ($U=70$, $p=0.03^*$).

La frecuencia de alimentaciones de machos a su pareja (durante cortejo e incubación) se asoció positivamente con el tiempo que la hembra incubó la puesta. Las hembras apareadas con machos que las alimentaron con mayor frecuencia incubaron en promedio 60.4% más que las hembras que recibieron menos alimentaciones de sus parejas ($r^2=0.24$, $p=0.02^*$, N=18; Figura 3).

Figura 3



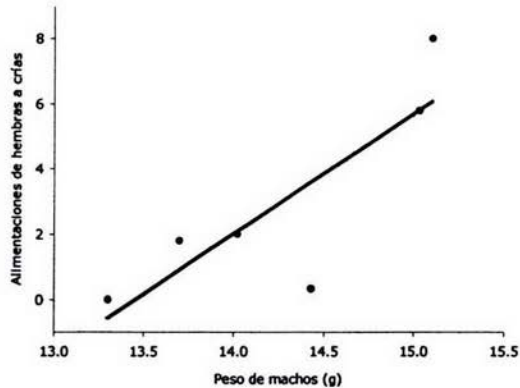
Alimentaciones de machos a hembras (durante cortejo e incubación)
y tiempo de incubación promedio de la hembra
($r^2=0.24$, $p=0.02^*$, $N=18$ parejas).

Alimentaciones a crías antes del emplumado

Las hembras apareadas con machos pesados alimentaron más a sus crías. Se encontró una asociación positiva entre la frecuencia de alimentaciones de las hembras y el peso de los machos ($r^2=0.69$, $p=0.02^*$, $N=6$; Figura 4), mientras que el largo del tarso no tuvo relación con las alimentaciones de hembras a crías ($r^2=0.31$, $p=0.32$, $N=5$).



Figura 4



Frecuencia de alimentaciones de hembras a crías
y peso de su pareja ($r^2=0.69$, $p=0.02^*$, $N=6$).

No se encontró relación entre la frecuencia de alimentaciones de hembras a crías antes del emplumado y la duración de los despliegues de los machos ($r^2=0.01$, $p=0.73$, $N=11$), ó la frecuencia de alimentaciones de machos a su pareja ($r^2=0.20$, $p=0.18$, $N=10$).

Predicción 5. Los machos invertirán menos que las hembras en el cuidado de la nidada.

Construcción de nido e Incubación:

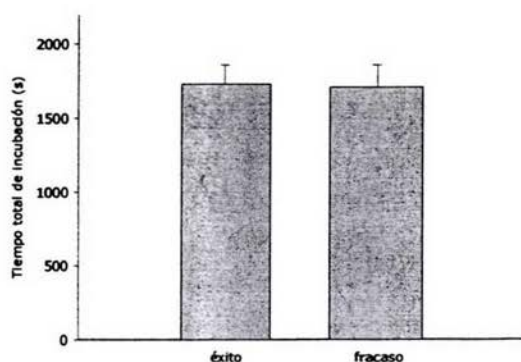
Sólo las hembras construyeron nido. De todos los intentos de construcción de nido en los que hubieron huevos, la duración de construcción de nido fue: en puestas 1= 11.5 ± 7.6 días ($N=8$), en puestas 2= 7.0 ± 3.2 días ($N=9$) y en puestas 3= 7.2 ± 5 días ($N=4$). Aunque en las primeras puestas el promedio

de días de construcción de nido fue 38% mayor que en puestas 2 y 3 (juntas), las diferencias no fueron significativas ($t=1.79$, $p=0.08$; poder de la prueba=0.28). La fecha de puesta no estuvo relacionada con el número de días que las hembras tardaron en construir el nido ($r^2=0.04$, $p=0.36$, $N=21$).

Al comparar entre puestas con éxito o fracaso de eclosión se encontró que el número de días promedio de construcción de nido fue 39.7% mayor en nidos exitosos (11.3 ± 7.3 días) que en nidos fracasados (6.8 ± 3.5 días), aunque las diferencias fueron sólo marginalmente significativas ($t=1.88$, $p=0.07$ poder de la prueba: 0.31). De los 11 territorios con segundas y/o terceras puestas, sólo en uno se re-utilizó el primer nido en la segunda puesta.

En la incubación sólo participaron hembras, no se observó incubación de machos en ninguno de los nidos. El periodo de incubación promedio fue de 15.3 ± 2.3 días ($N=12$). El tiempo total de incubación por registro, (promedio por nido) en puestas exitosas (1729.8 ± 459.1 s) y puestas fracasadas (1710.1 ± 568.2 s) fue similar ($t=0.09$ $p=0.92$; Figura 5).

Figura 5



Tiempo total de incubación (promedio \pm ee) en puestas con éxito ($N=13$) o fracaso ($N=15$) de eclosión ($t=0.09$ $p=0.92$).

En promedio se observaron por sesión de registro 3.3 ± 1.5 periodos de incubación y 3.1 ± 1.5 periodos sin incubar (N=85 registros focales). La duración promedio de los periodos de incubación fue 568.1 s, y no se encontraron diferencias entre puestas exitosas (587.6 ± 290.4 s) y puestas fracasadas (586.9 ± 479.8 s; $t=0.01$, $p=0.99$). La duración promedio de los periodos sin incubar (531.4 s) fue 30.8% menor en los nidos exitosos (444.6 ± 295.9 s) que en los nidos fracasados (643.2 ± 785.9 s), sin embargo no se encontraron diferencias significativas ($t=1.53$, $p=0.13$; poder de la prueba=0.19). Durante la incubación, se tuvo un promedio por individuo de 2.2 ± 2.2 alimentaciones de machos a hembras (N=18 machos) y se registraron tres defensas de nido de machos (N=2 machos) y cuatro de hembras (N=3 hembras).

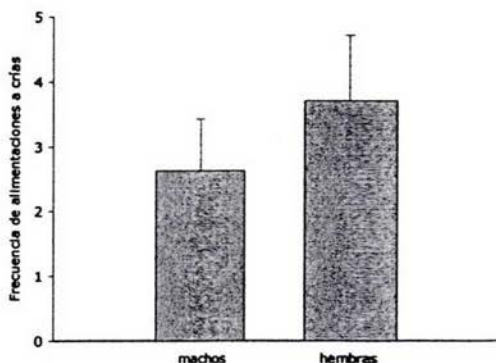
Alimentación a crías antes del emplumado

Durante el periodo que va desde la eclosión al emplumado de las crías (15 días), únicamente las hembras incubaron la nidada, pero ambos padres alimentaron a los pollos hasta que volaron (15.3 ± 0.8 días, N=8 nidos). En el 50% de los nidos focales (N=14 nidos focales, incluyendo segundas puestas) se registraron alimentaciones de machos a hembras durante el periodo de crianza. Las diferencias entre machos no fueron muy marcadas; el promedio de alimentaciones de machos a hembras fue de 1.5 ± 0.7 (el rango de alimentaciones de machos fue de 1 a 3, N=7 nidos). Adicionalmente en 35% de los nidos se registraron alimentaciones de machos a hembras que se convirtieron en alimentaciones a las crías, el promedio por nido fue de 5.2 ± 4.1 (el rango fue de 2 a 12 alimentaciones, N=5 nidos). También hubo defensa y limpieza de nido de los dos padres. Se observaron tres defensas de nido por machos (N=3 machos) y dos por hembras (N=2 hembras), y hubieron cinco limpiezas de nido por machos (N=3 machos) y 19 por hembras (N=7 hembras). Después del emplumado ambos padres alimentaron a las crías dentro del territorio por un periodo máximo de 29 días.

No se encontró una correlación entre la frecuencia de alimentaciones a crías en el nido y la fecha en la temporada (machos, $Spearman=0.02$, $p=0.91$; hembras, $Spearman=0.24$, $p=0.16$; $N=14$) o la edad de las crías (machos, $Spearman=0.24$, $p=0.36$; hembras, $Spearman=0.34$, $p=0.18$; $N=14$).

Las hembras alimentaron a las crías en el nido 30% más que los machos. El promedio de alimentaciones por sesión fue para las hembras de 3.7 ± 3.8 veces y para los machos de 2.6 ± 2.9 , sin embargo las diferencias no fueron significativas (ANOVA $F_{1,24}=0.74$, $p=0.39$, $N=14$ nidos, Figura 6). Las parejas con éxito de emplumado alimentaron más que las fracasadas. El promedio de alimentaciones de parejas exitosas fue 4.6 ± 0.7 y el de parejas fracasadas 1.2 ± 0.8 ($F_{1,24}=8.45$, $p=0.01$). Las hembras exitosas (5.4 ± 4.2) alimentaron 72.2% más que las hembras fracasadas (1.5 ± 1.6) y los machos exitosos (3.8 ± 3.4) alimentaron 73.9 % más que los machos fracasados (0.9 ± 1.2), pero la interacción entre los factores (macho y hembra, éxito y fracaso) no fue significativa ($F_{1,24}=0.21$, $p=0.64$).

Figura 6



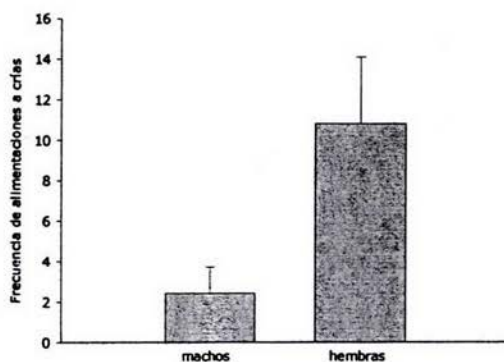
Frecuencia de alimentaciones de machos y hembras a crías (promedio por nido \pm ee; $F_{1,24}=0.74$, $p=0.39$, $N=14$ nidos).

Cuando se hizo la comparación de la frecuencia de alimentaciones a crías de machos y hembras considerando en el promedio de los machos las alimentaciones a hembras (incluyendo las que se convirtieron en alimentaciones a crías), no se encontraron diferencias, y los promedios fueron muy similares (machos 3.2 ± 3.3 , hembras 3.7 ± 3.8 ; $t_{pareada}=0.60$, $p=0.55$; $N=14$ nidos).

Alimentación a crías después del emplumado:

Las hembras alimentaron más que los machos a las crías emplumadas. El promedio de alimentaciones de hembras (10.8 ± 8.6) fue 77.7% mayor que el de los machos (2.4 ± 3.4) ($t_{pareada}=2.31$, $p=0.03^*$, $N=7$ parejas; Figura 7).

Figura 7

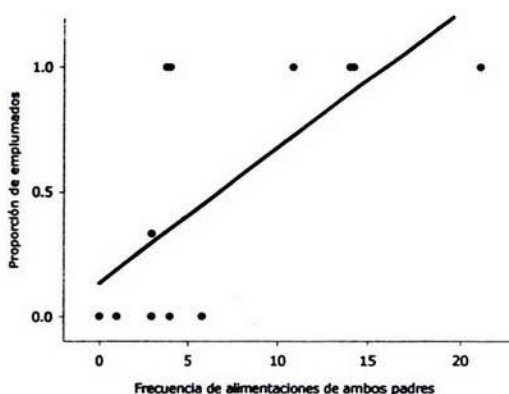


Frecuencia de alimentaciones de machos y hembras a crías
(promedio \pm ee) después del emplumado
($t_{pareada}=2.31$, $p=0.03^*$, $N=7$ parejas).

Éxito reproductivo de los nidos focales.

La probabilidad de éxito reproductivo aumentó con la frecuencia de alimentaciones de ambos padres ($\chi^2=25.58$, $p<0.01$, $r^2=0.55$, $p<0.01$, $N=14$; Figura 8). La pareja que más alimentó (promedio=21 veces por sesión de registro) tuvo una probabilidad esperada de éxito de emplumado de 99.9%, mientras que la pareja que menos alimento (promedio=0 veces por sesión de registro) tuvo una probabilidad esperada de éxito de 5.7%.

Figura 8

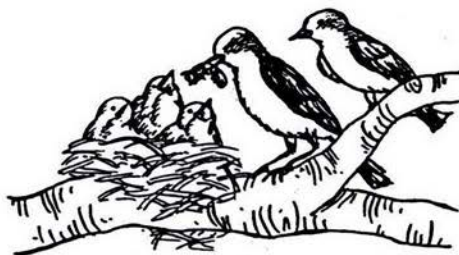


Éxito de emplumado (no. emplumados/no. eclosionados) y frecuencia de alimentaciones de machos + hembras. Se utilizó un modelo lineal generalizado con distribución de error binomial ($r^2=0.55$, $p<0.01$, $N=14$).

El éxito reproductivo (crías emplumadas /crías eclosionadas) disminuyó marginalmente con la fecha de puesta ($\chi^2=10.78$, $p<0.01$, $r^2=0.23$, $p=0.07$, $N=14$).

Sexo de las crías

De todos los nidos focales incluyendo puestas con éxito y fracaso de emplumado fue posible sexar un total de 21 crías a los 10 días de edad, de las cuales 14 fueron machos y 7 hembras, ésta proporción no fue significativamente diferente de una proporción de sexos 1:1 ($\chi^2=2.3$, $gl=1$, $p=0.12$). Debido a que sólo en cuatro nidos se pudo determinar el sexo de todas las crías eclosionadas, no se realizaron análisis de proporción de sexos por nidada.



DISCUSIÓN

Condición de los padres y cuidado parental

En diversos estudios de campo, se han utilizado medidas como el peso y el largo del tarso para indicar la condición de los individuos (Meathrel, et al. 1993; Hegyi y Sasvari 1998; Wendeln y Becker 1999; Sasvari y Hegyi 2001). Es común que la variable utilizada como índice de condición de cada individuo sea una estimación del peso corregido por el tamaño del tarso, aunque también se ha reportado que el peso por sí solo es un buen indicador de la condición de los individuos (Wendeln y Becker 1999; Sasvari y Hegyi 2001), esto es particularmente cierto cuando la varianza en el peso de los individuos es mayor que la varianza en tamaño. La condición física de un individuo puede estar relacionada con diferentes aspectos del desempeño reproductivo como la incubación, las tasas de crecimiento de las crías y el éxito reproductivo (Chastel, et al. 1995; Wendeln y Becker 1999). Se ha reportado que machos y hembras de mayor peso proveen una mayor cantidad de alimento a sus crías que padres más ligeros (e.g. cigüeña común, *Ciconia ciconia*, Sasvari y Hegyi 2001), y que en general, las parejas de mayor peso o talla tienen un mayor éxito reproductivo que los individuos pequeños (golondrinas de mar, *Sterna hirundo*, Wendeln y Becker 1999). En el presente estudio encontramos que el peso de los padres, pero no el tamaño del tarso, se relaciona con variables de cuidado parental, por lo que podría ser un indicador de la condición de los individuos. Los machos del mosquero cardenalito de mayor peso, alimentaron a sus crías con una frecuencia 92% mayor que los machos más ligeros. En aves, la buena condición de los padres, así como su desempeño en la crianza se reflejan positivamente en la tasa de crecimiento de las crías y en su tamaño asintótico (Nisbet, et al. 1995), y la condición de los emplumados determina su sobrevivencia y sus oportunidades de apareamiento en la primera reproducción (Perrins y McCleery 2001). En el caso del mosquero cardenalito la buena condición (=mayor peso) de los padres parece relacionarse con la producción de crías de mejor calidad y por lo tanto con mayores oportunidades de

sobrevivencia. Nuestros resultados sugieren que el peso de los machos puede ser un indicador de su condición física y de su calidad como padres, lo que también podría significar que sea una característica importante en la elección de pareja.

En el caso de las hembras, no encontramos evidencia de una relación entre el peso o el largo del tarso, y las conductas de cuidado parental (incubación y alimentación a crías). Además, de manera contraria a lo esperado, el peso de las hembras se relacionó negativamente con el éxito de emplumado. Sin embargo estos resultados pueden ser consecuencia de una variación en el peso de las hembras en función de la fecha de puesta. Las hembras de la muestra se capturaron en distintas fechas con respecto a la puesta de los huevos; cuatro de ocho hembras fueron capturadas entre 13 y 0 días antes de la puesta, y éstas son las hembras de mayor peso, mientras que las otras cuatro hembras se capturaron después de la puesta. Además, observamos una variación mayor en el peso de las hembras que en el de los machos (promedio machos= 14.51 ± 0.76 g; promedio hembras= 15.65 ± 1.7 g). Es importante mencionar que todos los machos marcados que tuvieron nidada (N=10) fueron capturados antes de la puesta.

Existe evidencia de cambios en el peso de las hembras en las diferentes etapas del ciclo reproductivo. Por ejemplo, en el carbonero azul (*Parus caeruleus*) se ha observado un incremento en el peso de la hembra 4-5 días antes de la puesta del primer huevo (Woodburn y Perrins 1997). Las reservas ganadas se mantienen durante la incubación y se movilizan durante la crianza (Woodburn y Perrins 1997). Entre la incubación y el emplumado de las crías, las hembras del saltaparedes continental (*Troglodytes aedon*) pierden aproximadamente 13% de su peso (Freed 1981). Nuestros datos sugieren que las hembras podrían acumular reservas antes de la puesta de los huevos, y que después de la puesta disminuyen de peso. Una explicación puede ser que la incubación y la alimentación de las crías representen un costo energético sustancial para las hembras. A fin de evaluar si hay un costo para las hembras en términos de

pérdida de peso durante incubación y la crianza, sería necesario pesar a los individuos antes y después de la puesta.

Las medidas de condición de los individuos (i. e. peso), además de relacionarse con conductas parentales (i. e. incubación, alimentación a crías), han sido relacionadas con el éxito reproductivo. Nuestros resultados no apoyaron dicha propuesta, ya que no encontramos una relación positiva entre las medidas de condición y éxito de emplumado en machos ni en hembras. Esto es cierto en otras especies también; en la pardela de cola corta (*Puffinus tenuirostris*), no se encontró evidencia de una relación entre las medidas de condición de los padres y el éxito reproductivo (Meathrel, et al. 1993). Es posible que el éxito reproductivo dependa en buena medida de factores ajenos a la condición física de los padres y sólo marginalmente de ésta. En este caso, las posibles explicaciones del bajo éxito reproductivo de algunas parejas pueden ser (1) condiciones climáticas desfavorables, (2) alta depredación y (3) perturbación humana. Durante los registros de campo se observó que algunos nidos se perdieron tras fuertes tormentas, incendios provocados, o por depredación. La condición física de los padres puede tener un efecto en la calidad del cuidado parental y en el éxito reproductivo de las parejas, pero éste último puede estar fuertemente afectado por elementos ambientales ajenos al desempeño de machos y hembras en la crianza. La selección natural promueve el cuidado parental, entonces se espera que bajo iguales condiciones en promedio los mejores padres sacaran más crías, que los padres de menor condición.

De nuestros resultados podemos decir que la condición física de los machos está relacionada positivamente con su desempeño en la crianza. En el caso de las hembras nuestros datos no son adecuados para evaluar estas mismas predicciones.

Atractivo de la pareja y cuidado parental

Los machos del mosquero cardenalito invierten en despliegues de cortejo elaborados y posiblemente muy costosos energéticamente, además alimentan a las hembras durante el cortejo, la incubación y aún después de la eclosión de las crías. El mantenimiento de despliegues costosos y la inversión en conductas de cortejo pueden reflejar las habilidades de un individuo en el cuidado parental (i. e. indicar posibles beneficios directos para las crías; Hoelzer 1989). Si las conductas de cortejo de los machos del mosquero cardenalito indican su calidad como padres, su frecuencia o duración deberían correlacionarse con la frecuencia de alimentaciones a crías y con el éxito reproductivo. Nuestros resultados no apoyaron esta predicción. No encontramos relación entre la conducta durante el cortejo del macho, alimentaciones a hembras y despliegues, y su inversión en alimentación a crías o el éxito reproductivo.

Aparentemente en el mosquero cardenalito las conductas de cortejo de los machos se relacionan con la defensa del territorio y con el mantenimiento de la pareja durante la incubación y hasta la eclosión de las crías. Esto es, indican beneficios directos para las hembras, lo que podría suponer beneficios indirectos para las crías. Las alimentaciones de machos a hembras fueron mucho más frecuentes durante la época de construcción de nido e incubación que después de la eclosión de las crías y es posible que ésta conducta permita a los machos retener a su pareja. Las alimentaciones de machos a hembras pueden tener un valor nutricional esencial para las hembras (Lifjeld y Slagsvold 1986), lo que puede influir en la decisión materna de permanecer incubando o abandonar la puesta por una mejor pareja. De manera alternativa, si las hembras de *Pyrocephalus rubinus* asignan los ingresos o recursos inmediatos en la producción de huevos ("income breeders"; Joensson 1997, p. ej. Klaassen, et al. 2001), las alimentaciones de los machos serían inversión directa en las crías; lo que podría determinarse experimentalmente.

En cuanto a los despliegues de cortejo, en varias ocasiones se observó que los despliegues de los machos fueron realizados en presencia de machos vecinos, e incluso se observaron pleitos entre machos en los aparentes límites de los territorios. Esto puede significar que una función de los vuelos de despliegue de los machos sea de defensa y mantenimiento de los territorios más que de exhibición a hembras. Las conductas de cortejo pueden no repercutir directamente en la crianza o en el éxito reproductivo, pero son importantes durante el establecimiento de los territorios y de las parejas. De hecho, el promedio de duración de despliegues de machos que tuvieron al menos una nidada (promedio=22.64 s; N=18) fue mayor que el promedio de despliegues de los machos sin nido (promedio=15.03 s; N=3).

Existen otros rasgos fenotípicos de los machos que pueden mostrar sus capacidades para criar, como por ejemplo la coloración del plumaje (en el cardenal, Linville et al. 1998; en el pinzón casero, Hill 1990); o la calidad del territorio que defienden (Przybylo, et al. 2001). También se ha evaluado la capacidad para la crianza de un individuo midiendo los niveles de testosterona en sangre. Típicamente los niveles de testosterona disminuyen durante el cuidado parental, por lo que la calidad de los individuos en la crianza está relacionada con niveles bajos de testosterona (Hunt, et al. 1999). Podría ser que la duración de los despliegues de cortejo del mosquero cardenalito no sea el rasgo fenotípico que refleje su capacidad en la crianza, y que sea la coloración lo que indique la calidad de los individuos (que puede ser evaluada por la hembra aún si el macho no realiza despliegues).

Al momento de la elección de pareja, las hembras eligen de acuerdo a los rasgos fenotípicos de los machos, ya que el escoger una pareja atractiva les confiere ventajas reproductivas. Los machos con el fenotipo más atractivo pueden significar "buenos genes" para su descendencia por lo que resultan una mejor opción sobre machos de menor calidad (Birkhead y Parker 1997). Así mismo, el atractivo de la pareja promueve la asignación de una mayor cantidad de recursos a la reproducción por parte de las hembras, cuando éstas

se aparean con machos de fenotipo atractivo (Burley 1986). En algunas especies se ha observado asignación diferencial en la reproducción por parte de las hembras, dependiendo del fenotipo de los machos. De Lope y Møller (1993) reportaron en golondrinas (*Hirundo rustica*), que las hembras apareadas con machos experimentalmente atractivos (colas alargadas) alimentaron más a sus crías y tuvieron un mayor éxito reproductivo que sus controles (De Lope y Møller 1993; ver revisión en Sheldon 2000).

Nosotros pusimos a prueba la predicción de que las hembras del mosquero cardenalito cuyas parejas son más atractivas (los de mayor peso y talla, con despliegues más largos y mayor frecuencia de alimentación a hembras) invierten más en la crianza. Nuestros resultados muestran por un lado que, la condición física (i. e. peso y talla) de los machos no influyó en el tiempo que las hembras pasaron incubando. Sin embargo, las conductas de cortejo de los machos sí se relacionaron con la inversión de las hembras durante la incubación. Los machos con una duración promedio de despliegues mayor tuvieron en sus nidadas mayor éxito de eclosión, además la frecuencia de alimentaciones de machos a hembras se relacionó positivamente con la duración de la incubación. Como se mencionó antes, la decisión de las hembras sobre permanecer incubando la puesta o abandonarla parece estar determinada por el fenotipo de su pareja (i. e. la duración de los despliegues de cortejo, alimentaciones de machos a hembras), y las alimentaciones de machos a hembras pueden contribuir directamente a la producción de huevos. El fenotipo del macho también estuvo relacionado con la conducta materna durante la crianza, las hembras apareadas con machos de mayor peso alimentaron con una frecuencia mayor a las crías en el nido. Es decir, globalmente nuestros resultados sugieren que las hembras con machos de fenotipo atractivo invierten más en conductas de cuidado parental (como la incubación y la alimentación a crías). Es posible que en el mosquero cardenalito las hembras no escojan a los machos porque serán buenos padres, sino porque les darán buenos hijos. Alternativamente, las hembras podrían

invertir más en las crías porque sus parejas "manipulen" la fisiología de las madres mediante sus despliegues (ver Gil, et al. 1999).

No se pudo establecer una relación entre condición de la hembra e inversión parental, por lo que existe la posibilidad de que las hembras estén invirtiendo en relación a su propia condición.

Inversión de hembras y machos en el cuidado parental

En el mosquero cardenalito existen diferencias en la inversión relativa de machos y hembras en el cuidado parental. Machos y hembras tienen papeles distintos durante la crianza de la nidada; los machos invierten en despliegues de cortejo aparentemente con un gasto sustancial de energía, defienden el territorio, dan alimento a las hembras y alimentan a las crías. Las hembras por su lado construyen el nido, producen los huevos e incuban la puesta, defienden la nidada y alimentan a las crías. Varias de éstas conductas no son comparables y resulta difícil determinar si un padre o el otro invierte más en el cuidado parental ("problema de divisa" Knapton 1984).

En la mayoría de especies monógamas, ambos padres comparten la inversión en alimentación a crías y al parecer las tasas de alimentación por machos y por hembras son muy similares (Trivers 1972, Kendeigh 1952). Aparentemente, en muchas especies de paserinos monógamos, aunque el cuidado de las crías sea compartido por ambos padres la inversión de las hembras es mayor que la de los machos (Emlen y Oring 1977). Muchas de estas especies son sexualmente dimórficas, siendo los machos más llamativos que las hembras. Por este motivo se ha sugerido que los machos inviertan en caracteres secundarios para poder conseguir otras parejas y como consecuencia disminuyan su inversión en conductas de cuidado parental (Emlen y Oring 1977).

Las conductas de los machos tales como defensa de nidos y alimentación a hembras, aunque son indirectas, también podrían ser incluidas como componentes de la inversión parental total de los machos (Breitwisch 1989).

Además, en los casos en que los despliegues de cortejo son costosos, su producción sería también parte de la inversión reproductiva. En el mosquero cardenalito, una especie socialmente monógama, los machos presentan un dimorfismo sexual en plumaje muy marcado y realizan despliegues presumiblemente muy costosos, por lo que se puede esperar que el cuidado parental recaiga mayoritariamente en las hembras. Nuestros resultados apoyaron parcialmente esta predicción; las hembras alimentan a las crías más que los machos, aunque ésta diferencia fue sólo significativa después del emplumado de las crías.

El sistema de apareamiento monógamo en el mosquero cardenalito se relaciona con que el cuidado parental sea compartido entre machos y hembras, pero cuando existe la posibilidad de que un padre disminuya la inversión en la crianza, es el macho el que lo hace. Aparentemente el macho invierte menos, o "ha ganado" el conflicto entre sexos en esta especie, ya que al momento del emplumado de las crías los machos disminuyen su frecuencia de alimentaciones. Porque las hembras alimentan durante más tiempo a las crías (o "pierden" el conflicto) puede estar determinado principalmente por dos factores: la inversión inicial en el huevo y las oportunidades que tiene cada sexo de reaparearse (Krebs y Davies 1993). Inicialmente, las hembras invierten una mayor cantidad de recursos en la producción del huevo, por lo que su compromiso reproductivo es mayor que para el macho. Por otro lado, es posible que en esta especie las oportunidades de conseguir otras parejas sean mayores para los machos que para las hembras; aunque las observaciones de campo sugieren que las posibilidades para cada pareja de éxito disminuyen a medida que avanza la temporada. El que los machos inviertan en una coloración vistosa y despliegues de cortejo elaborados hace suponer que buscarán atraer a otras hembras y conseguir otros apareamientos.

El dimorfismo sexual en las especies socialmente monógamas se ha relacionado de manera positiva con la frecuencia de paternidad extrapareja

(Møller 2000, Møller y Birkhead 1994). Es posible que en el mosquero cardenalito haya una alta frecuencia de cópulas extrapareja y que algunos nidos tengan más de un padre; en nuestros registros observamos conductas de cortejo extrapareja (en dos parejas), y tuvimos un registro de un macho que abandonó su nidada para atender el nido de la hembra vecina. Por lo tanto, las diferencias entre machos y hembras en el grado relativo de inversión parental podrían estar relacionadas con la certeza de paternidad. Generalmente, los machos no tienen completa seguridad de que son padres de todas las crías en el nido, y cuando la certeza de paternidad es baja el esfuerzo parental puede ser disminuido (Lifjeld, et al. 1998). Sería necesario conocer la incidencia de paternidad extrapareja en las nidadas de los mosqueros cardenalitos para determinar si esto influye en la decisión de cada padre sobre la inversión en la crianza.

En este estudio encontramos que las hembras invierten recursos en la producción de los huevos, la incubación, y alimentación a crías (con mayor frecuencia que los machos), mientras que los machos defienden el territorio de depredadores, alimentan a las hembras durante la incubación y la crianza, y alimentan a las crías. Para evaluar si la inversión parental de machos y hembras es diferente sería necesario estimar los costos de la inversión (e.g. Visser y Lessells 2001). Por el momento podemos decir que en el mosquero cardenalito machos y hembras tienen roles diferentes en el cuidado parental (en su definición mas amplia; Clutton-Brock 1991).

En el mosquero cardenalito, la inversión de ambos padres en la crianza afecta el éxito reproductivo. En éstas circunstancias, aún cuando la historia natural de la especie predice que las hembras invertirán más en la crianza, los machos tienen que asumir una participación significativa en el cuidado parental, lo que puede restringir su potencial de cambiar de un sistema de apareamiento socialmente monógamo a uno polígamo, más acorde con su inversión en caracteres epigámicos.

CONCLUSIONES

- * En el caso de los machos del mosquero cardenalito el peso puede ser un indicador de la frecuencia con que los padres alimentan a las crías. No se pudo establecer una relación entre la condición de las hembras y las conductas de cuidado parental. El éxito reproductivo de las parejas no se relacionó con la condición de los individuos.

- * Las conductas de cortejo de los machos no estuvieron relacionadas con su desempeño en la crianza, pero pueden ser importantes al momento del establecimiento y defensa de los territorios y para mantener a la pareja.

- * La inversión de la hembra en el cuidado parental se relaciona positivamente con algunos rasgos fenotípicos de los machos. Las conductas de cortejo de los machos (duración de despliegues, frecuencia de alimentaciones a hembras) se correlacionaron con la duración de la incubación. Las hembras apareadas con machos mas pesados alimentaron mas a las crías en el nido.

- * Machos y hembras invierten diferente en la crianza de la nidada. Los machos defienden los territorios y dan alimentaciones de cortejo a las hembras, éstas construyen el nido e incuban; los dos padres alimentan a las crías. Después del emplumado, las hembras alimentan con mayor frecuencia a las crías, aún así, la participación del macho es significativa para la sobrevivencia de la nidada.

BIBLIOGRAFIA

- Archer**, T. J. 1996. Observations on nesting and display flights of the vermilion flycatcher in Western Texas. *The Southwestern Naturalist*, **41**:4, 443-444.
- Baich**, P. J. y Harrison, C. J. 1997. A guide to the nests, eggs, and nestlings of North American Birds. Segunda Edición. Academic Press. Gran Bretaña. 347pp.
- Bart**, J. y Tornes, A. 1989. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **24**, 109-116.
- Birkhead**, T. R. y Møller, A. P. 1992. Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press. Gran Bretaña.
- Birkhead**, T. R. y Parker, G. A. 1997. Sperm Competition and Mating Systems, en Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. Blackwell Sciences. Gran Bretaña. 121-145.
- Black**, J. M. (editor) 1996. Partnerships in birds. The study of monogamy. Oxford University Press. Gran Bretaña. 420pp.
- Breitwisch**, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. Cap. 1. Current Ornithology, Vol. 6. (Power, D. M. editor). Plenum Press. EUA. 1-50.
- Breitwisch**, R., Merritt, P.G. y Whitesides, G. H. 1986. Parental investment by the northern mockingbird: male and female roles in feeding nestlings. *Auk*, **103**, 152-159.
- Breitwisch**, R., Gottlieb, N. y Zaias, J. 1989. Behavioral differences in nest visits between male and female northern mockingbirds. *Auk*, **106**, 659-665.
- Burley**, N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*, **127**, 415-445.
- Chastel**, O., Weimerskirch, H. y Jouventin, P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk*, **112**(4), 964-972.
- Clutton-Brock**, T. H. 1991. The evolution of Parental Care. Princeton University Press. E.U.A. 352pp.
- Clutton-Brock**, T. H. y Godfray, C. 1991. Parental Investment, en: Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. Tercera Edición. Blackwell Science. Gran Bretaña. 234-262.
- Crawley**, M. J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications. Gran Bretaña. 379pp.
- Cunningham**, E. J. A. y Russell, A. F. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, **404**, 74-77.

- De Graaf**, R. M. y **Rappole**, J. H. 1995. Neotropical Migratory Birds. Cornell University Press. E.U.A. 676pp.
- De Lope**, F. y **Møller**, A. P. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*, **47**(4), 1152-1160.
- Ekman**, J. y **Askenmo** C. 1986. Reproductive cost, age specific survival and a comparison of the reproductive strategy in two European tits (Genus *Parus*). *Evolution*, **40**, 159-168.
- Emlen**, S. T. y **Oring**, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Freed**, L. A. 1981. Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation?. *Ecology*, **62**(5), 1179-1186.
- Gil**, D., **Graves**, J., **Hazon**, N. y **Wells**, A. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*, **286**, 126-128.
- González-Solís**, J., **Sokolov**, E. y **Becker**, P. 2001. Courtship feedings, copulations and paternity in common terns *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour*, **61**, 1125-1132.
- Griffiths**, R., **Double**, M. C., **Orr**, K. y **Dawson**, R. J. G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, **7**, 1071-1075.
- Hegyí**, Z. y **Sasvari**, L. 1998. Parental condition and breeding effort in waders. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 41-53.
- Hill**, G. E. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behavior*, **40**, 563-572.
- Hoelzer**, G. A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behavior*, **38**, 1067-1078.
- Howell**, S. N. y **Webb**, S. 1995. A guide to The Birds of México and Northern Central America. Oxford University Press. E. U. A. 851pp.
- Hunt**, K. E., **Hahn**, T. P. y **Wingfield**, J. C. 1999. Endocrine influences on parental care during a short breeding season: testosterone and male parental care in Lapland longspurs *Calcarius lapponicus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **45**:5, 360-369.
- Joansson**, K. I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**:1, 57-66.
- Kendeigh**, S. C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *III. Biological Monography*, **22**, 1-356.
- Kirkpatrick**, M., **Price**, T., **Arnold**, S. J. 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution*, **44**, 180-193.
- Klaassen**, M., **Lindstroem**, A., **Meltofte**, H. y **Piersma**, T. 2001. Arctic waders are not capital breeders. *Nature*, **413**:6858, 794.

- Knapton**, R. W. 1984. Parental Investment: The problem of currency. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 2673-2674.
- Krebs**, J. R. y Davies, N. B. (editores). 1991. Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. 3ª. edición. Blackwell Science. Gran Bretaña. 482pp.
- Krebs**, J. R. y Davies, N. B. (editores) 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. 3ª. edición. Blackwell Scientific Publications. Gran Bretaña. 420pp.
- Krebs**, J. R. y Davies, N. B. (editores) 1997. Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. Cuarta edición. Blackwell Science. Gran Bretaña. 456pp.
- Lack**, D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Ed. Methuen. Londres.
- Lifjeld**, J. T., Slagsvold, T. y Ellegren, H. 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Animal Behavior*, **55**, 319-329.
- Lifjeld**, J. T. y Slagsvold, T. 1986. The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behavior*, **34**(5), 1441-1453.
- Linville**, S. U., Breitwisch, R. y Schilling, A. J. 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour*. **55**, 119-127.
- Maigret**, J. L. y Murphy, M. T. 1997. Costs and benefits of parental care in eastern kingbirds. *Behavioral Ecology*, **8**:3, 250-259.
- Meathrel**, C. E., Bradley, J. S., Wooller, R. D. y Skira, I. J. 1993. The effect of parental condition on egg-size and reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Oecologia*, **93**, 162-164.
- Møller**, A. P. 1986. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis*, **128**, 234-250.
- Møller**, A. P. 2000. Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioural Ecology*, **11**:2, 161-168.
- Møller**, A. P. y Birkhead, T. R. 1994. The Evolution of Plumage Brightness in Birds is related to Extrapair Paternity. *Evolution*, **48**:4, 1089-1100.
- Nisbet**, I. C. T., Spendlow, J. A. y Hatfield, J. S. 1995. Variations in growth of roseate tern chicks. *Condor*, **97**(2), 335-344.
- Norris**, K. J. 1990. Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **27**, 275-281.
- Perrins**, C. M. y McCleery, R. H. 2001. The effect of fledging mass on the lives of Great Tits *Parus major*. *Ardea*, **89**(1), suppl., 135-142.
- Przybylo**, R., Wiggins, D. A., y Merilä, J. 2001. Breeding success in Blue Tits: good territories or good parents?. *Journal of Avian Biology*, **32**, 214-218.

- Ryan, M. J.** 1997. Sexual Selection and Mate Choice, en: Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. Blackwell Sciences. Gran Bretaña. 179-202.
- Rytkönen, S., Orell, M. y Koivula, K.** 1993. Sex-role reversal in willow tit nest defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**, 275-282.
- Sasvari, L. y Hegyi, Z.** 2001. Condition-dependent parental effort and reproductive performance in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ardea*, **89**:2, 281-291.
- Shwabl, H.** 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.*, **90**, 11446-11450.
- Sheldon, B. C.** 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**:10, 397-401.
- Siegel, S. y Castellan, N. J.** 1995. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 4ª. Edición. Ed. Trillas. México. 437pp.
- Smith, W. J.** 1967. Displays of the Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). *Condor*, **69**:6, 601-605.
- Smith, W. J.** 1970. Courtship and Territorial Displaying in the Vermilion Flycatcher, *Pyrocephalus rubinus*. *Condor*, **72**:4, 488-491.
- Sökal, R. y Rohlf, F.** 1995. Biometry. 3a. Edición. Freeman & Company. USA. 887pp.
- Székely, T.** 1996. Brood desertion in kentish plover *Charadrius alexandrinus*: An experimental test of parental quality and remating opportunities. *Ibis*, **138**, 749-755.
- Székely, T., Webb, J. N., Houston, A. I. y McNamara, J. M.** 1996. An Evolutionary Approach to Offspring Desertion In Birds. Cap. 6. Current Ornithology, Vol. 13. (Nolan, V. y E. D. Ketterson, editores). Plenum Press. EUA. 271-330.
- Tinbergen, J. M. y Dietz, M. W.** 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional ecology*, **8**, 563-572.
- Trivers, R.** 1972. Parental Investment and sexual selection, en: Sexual Selection and the Descent of Man. (B. Campbell, editor). Aldine Press. EUA. 136-179.
- Visser, M. E. y Lessells, C. M.** 2001. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **268**, 1271-1277.
- Wendeln, H. y Becker, P. H.** 1999. Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 205-214.
- Westneat, D. F. y Sargent, R. C.** 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *TREE*, **11**:2, 87-91.
- Whittingham, L. A.** 1989. An experimental study of paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 73-80.

Winkler, D. W. 1987. A general model for parental care. *American Naturalist*, **130**, 526-543.

Woodburn, R. J. W. y Perrins, C. M. 1997. Weight change and the body reserves of female blue tits, *Parus caeruleus*, during the breeding season. *Journal of Zoology*, **343**(4), 789-802.